Caldasia 19(1-2): 115-130

HACIA UNA FILOGENIA DE *ARISTOLOCHIA* Y SUS CONGENERES NEOTROPICALES

FAVIO GONZÁLEZ*

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, A. A. 7495, Santafé de Bogotá, Colombia.
***Dirección actual:** The New York Botanical Garden, Bronx, NY 10458-5126*

Resumen

Un análisis cladístico de los taxa neotropicales de la familia Aristolochiaceae, basado en 41 caracteres morfológicos, permite evaluar la filogenia de *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* Duchartre y su relación con los otros miembros de la subfamilia Aristolochioideae sensu Schmidt (1935), *Euglypha* Chodat & Hassler y *Holostylis* Duchartre. Se obtuvo un único cladograma, completamente resuelto, que muestra que el género *Aristolochia* resulta ser parafilético. Los dos clados basales dentro del grupo interno son *Aristolochia* ser. *Thyrsicae* F. González seguido por *A.* subsect. *Pentandrae* Duchartre. Los dos géneros monotípicos de Suramérica, *Euglypha* y *Holostylis*, resultan incluidos dentro de *Aristolochia*; éstos resultan ser los grupos hermanos de *Aristolochia* subser. *Hexandrae* y *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* F. González, respectivamente. Por lo tanto, se propone la subordinación de éstos dentro de *Aristolochia*, a fin de aplicar el concepto de monofilia a nivel genérico. En consecuencia, se proponen los cambios nomenclaturales requeridos.

Palabras clave: Aristolochiaceae, cladística, *Aristolochia*, *Euglypha*, *Holostylis*.

Abstract

A cladistic approach to the Neotropical Aristolochiaceae, based on 41 morphological characters, was conducted to evaluate the phylogeny of *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* Duchartre along with the other two genera of the subfamily Aristolochiodeae sensu Schmidt (1935), *Euglypha* Chodat & Hassler, and *Holostylis* Duchartre. A single cladogram was obtained, in which the genus *Aristolochia* is shown to be paraphyletic; the basal branch within the ingroup is *Aristolochia* ser. *Thyrsicae* F. González, followed by *A.* subsect. *Pentandrae* Duchartre. The two monospecific South American genera *Euglypha* and *Holostylis* resulted to be placed in crown clades, as the sister groups of *Aristolochia* subser. *Hexandrae*, and *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* F. González, respectively. Therefore, the inclusion of these two genera within *Aristolochia* is required if monophyly is to be maintained at a generic level. Finally, the required nomenclatural combinations are proposed.

Key Words: Aristolochiaceae, cladistics, *Aristolochia*, *Euglypha*, *Holostylis*.

Introducción

La familia Aristolochiaceae consta de 6-12 géneros, de acuerdo con la autoridad consultada (Tabla 1). Las aproximadamente 180 especies neotropicales han sido tradicionalmente incluidas en 3 géneros (cf. Schmidt 1935; Hoehne 1942; Ahumada 1967); *Aristolochia* L., extendido también al Viejo Mundo, es el más diverso, en tanto que los otros dos, *Euglypha* Chodat & Hassler y *Holostylis* Duchartre, restringidos al centro de Suramérica, son monotípicos. En conjunto, estos géneros constituyen la subfamilia Aristolochioideae (sensu Schmidt 1935, equivalente a la tribu Aristolochieae sensu Huber 1993; véase Tabla I), taxón considerado como natural por muchos de los monografistas de la familia, por la posesión de flores con perianto uniseriado, zigomórfico y tubular (Klotzsch 1859; Duchartre 1864; Schmidt 1935; Hoehne 1942; Huber 1993). Sin embargo, las relacio-

Tabla I. Esquemas de clasificación de la familia Aristolochiaceae.

Autor	Subfamilia	Tribu	Subtribu	Género
KLOTZSCH (1859); SCHMIDT (1935); HOEHNE (1942)	Asaroideae	Sarumeae		*Saruma*
		Asareae		*Asarum* s.l.
		Bragantieae		*Thottea* s.l.
	Aristolochioideae	Aristolochieae		*Aristolochia* s.l. *Holostylis*
		Euglypheae		*Euglypha*
DUCHARTRE (1864) ; HOEHNE (1927); GREGORY (1956)	Asaroideae			*Asarum* *Saruma*
	Bragantioideae (Apamoideae)			*Thottea* s. str. *Apama* *Bragantia*
	Aristolochioideae			*Aristolochia* *Euglypha* *Holostylis*
HUBER (1993)	Asaroideae			*Asarum* *Saruma*
	Aristolochioideae	Bragantieae		*Asiphonia* *Thottea*
		Aristolochieae	Isotremantinae	*Isotrema* *Endodeca*
			Aristolochiinae	*Pararistolochia* '*Howardia*' *Einomeia* *Euglypha* *Holostylis* *Aristolochia* s. str.

nes dentro de la subfamilia son conflictivas; las clasificaciones existentes hasta el momento (Tabla I) muestran tres variantes:

(1) *Aristolochia* y *Holostylis* están más relacionados entre sí que con *Euglypha*; por lo tanto, forman parte de tribus diferentes, Aristolochieae y Euglypheae (Schmidt 1935; Hoehne 1942).

(2) No existe relación clara entre los tres géneros (Duchartre 1864; Hoehne 1927; Gregory, 1956).

(3) *Aristolochia* es un ensamblaje de seis géneros, cuatro de los cuales, *Aristolochia* s. str., *Einomeia*, '*Howardia*' y *Pararistolochia*, están más cercanamente relacionados con *Euglypha* y *Holostylis* que los otros dos, *Isotrema* y *Endodeca* (Huber 1993).

Como se aprecia en la última hipótesis, la homogeneidad de *Aristolochia* continúa siendo discutida; esta hipótesis tuvo su origen en los trabajos de Rafinesque (1828, 1836), y de Klotzsch (1859). Rafinesque (l. c.) segregó 15 diferentes géneros, usando principalmente caracteres relacionados con la morfología del perianto. Klotzsch (l. c.) retomó algunos de los conceptos aplicados por Rafinesque y propuso un esquema para dividir *Aristolochia* en cinco géneros. A pesar de que la mayoría de los monografistas del género en todo el mundo (Duchartre 1864; Schmidt 1935; Hoehne 1942; Davis & Khan 1961; Pfeifer 1966, 1970; Ahumada 1967; Hou 1984; Nardi 1984; Ma 1989, 1992, entre otros) reconocen *Aristolochia* en sentido amplio, actualmente existen otras dos opiniones; la primera considera dos géneros, *Aristolochia* y *Pararistolochia* Hutch. & Dalz. (Hutchinson & Dalziel 1928; Parsons 1996; Poncy 1978); la segunda, propuesta por Huber (1960, 1985, 1993), segrega cinco géneros adicionales (Tabla I), revalidando los géneros de Klotzsch (l. c.) y Hutchinson & Dalziel (l. c.). Sin embargo, ninguno de estos trabajos ha revisado la filogenia de *Aristolochia* sensu lato y de los otros dos géneros que forman parte de la subfamilia Aristolochioideae, *Euglypha* y *Holostylis*.

En los ya clásicos tratamientos hechos por Duchartre (1854, 1864), la gran mayoría de las especies neotropicales fue incluida en *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* Duchartre, restringida al trópico americano; al mismo tiempo, Duchartre (l. c.) reconoció dos subsecciones dentro de dicho taxón; las especies con 6 estambres, 6 carpelos y ginostemo 6-lobado (para éstos y los demás términos descriptivos propios de las estructuras florales en la familia, cf. Schmidt 1935; Pfeifer 1966; Endress 1994) constituyen la subsección *Hexandrae*; y las especies con 5 estambres, 5 carpelos y ginostemo 5-lobado, la subsección *Pentandrae*. *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* se asume como monofilético, teniendo en cuenta que todas sus especies, además de que poseen ginostemo 5 ó 6-lobado, los lóbulos del ginostemo son enteros. Este taxon fue incluido por Schmidt (1935) dentro del subgénero *Orthoaristolochia*. Solamente nueve de las especies neotropicales forman parte de otro subgénero, *Siphisia* Schmidt, caracterizado por el ginostemo 3-lobado, por lo cual no fue considerado en el presente trabajo.

Dentro de *Aristolochia* subsect. *Hexandrae*, diversas subdivisiones han sido propuestas, la mayoría de ellas descritas con base en la forma del perianto (Duchartre 1854, 1864; Masters 1875; Hoehne 1927, 1942; Schmidt 1935; véase también González 1990, para una historia taxonómica detallada al respecto). En *Aristolochia*, la forma del perianto es sin duda importante para el reconocimiento de especies, pero su valor en el estudio de las relaciones filogenéticas quizás no sea decisivo. La extraordinaria variabilidad de la forma del perianto entre especies correspondientes a una misma sección o subsección, y la notable similitud de dicha estructura en especies pertenecientes a secciones, o incluso subgéneros diferentes, hace que la clasificación infragenérica sea arbitraria. Adicionalmente, la extrema dificultad para describir y precisar estados discretos en la forma y tamaño del perianto, convierte a dicho carácter en artificioso y poco práctico, más si se tiene en cuenta su posible relación funcional con los procesos de polinización. Por lo tanto, ha sido

propuesta una clasificación alternativa que emplea una fuerte correlación de caracteres morfológicos de las hojas, las inflorescencias, los frutos y las semillas (González 1990, 1991, 1994); en ésta, los taxa resultantes no muestran indicios claros de similitud morfológica en la forma del perianto.

El presente trabajo tiene como objetivo fundamental, el proponer una filogenia de los miembros neotropicales de la familia Aristolochiaceae, esto es, *Aristolochia* sect. Gymnolobus, y los géneros *Euglypha* y *Holostylis*. Por lo tanto, este estudio permitirá evaluar las tres hipótesis existentes, mencionadas anteriormente. Finalmente, se pretende probar si los caracteres de estos dos últimos taxones son suficientes para definirlos como géneros diferentes, y en consecuencia, probar la monofilia de *Aristolochia* sensu lato.

Materiales y métodos

Caracteres. La matriz de datos para los nueve taxones terminales incluye 41 caracteres (Apéndice 1). La mayoría de los caracteres (32) fueron binarios; los caracteres multiestado (9) fueron tratados como no polarizados, a fin de evitar juicios a priori (cf. Kitching 1992; Scotland 1992). Del total de 343 celdas en la matriz, 14 celdas (3.7%) corresponden a polimorfismos, es decir, caracteres con dos o más estados presentes en el mismo taxon. Los polimorfismos parciales fueron codificados con el signo ($) en tanto que para aquellos totales se uso un asterisco (*); los polimorfismos parciales son mencionados en el carácter correspondiente (Apéndice 1). Datos no conocidos (0.26%) fueron codificados con el signo de interrogación (?), en tanto que los caracteres no aplicables (11 celdas, 2.91%) fueron codificados con un guión (-). La elaboración e interpretación de la matriz, la codificación de los caracteres, y la obtención del cladograma fueron hechos a través de DADA versión 1.0000000001 y CLADOS versión 1.4.95 (Nixon, 1995). La matriz fue analizada y el cladograma computado mediante HENNIG 86 versión 1.5 (Farris, 1988), usando las opciones bb, ie, ie-, mh y mh*.

Taxones

Grupo interno (ingroup). El grupo interno consiste de los cuatro taxones que constituyen *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* Duchartre, caracterizados por la posesión de ginostemo 5 ó 6-lobado, con lóbulos entero. Además, se incluyeron aquí los géneros *Euglypha* y *Holostylis*, debido a que estos dos géneros son simpátricos con *Aristolochia* sect. *Gymnolobus*, y porque también poseen ginostemo 6-lobado, condición diagnóstica para *Aristolochia* sect. *Gymnolobus*. En resumen, los taxones terminales del grupo interno son:

Aristolochia subsect. *Pentandrae* Duchartre. Fue examinado material de herbario de 25 de las 36 especies conocidas de este taxón (Apéndice II), más la bibliografía pertinente (Duchartre 1854, 1864; Schmidt 1935; Pfeifer 1970). Huber (1993) revalidó el género *Einomeia* Raf., para segregar a este grupo de especies. Todas las especies de este taxon poseen flores bracteadas, con 5 estambres, 5 carpelos, ginostemo 5-lobado, cápsulas con los septos fusionados durante la dehiscencia, y semillas triangulares.

Aristolochia ser. *Thyrsicae* F. González. Fue estudiado material de todas (16) las especies conocidas de este taxón (Apéndice II). Todas las especies de este taxón poseen zonas de abscición en la base del peciolo, del raquis de la inflorescencia, y del pedúnculo floral, inflorescencias parciales en ripidios bracteolados, cápsulas con septos fragmentados, y semillas bialadas, transversalmente oblongas.

Aristolochia ser. *Hexandrae* : Este grupo, con cerca de 120 especies, es el más diversificado en el neotrópico; éstas poseen en común inflorescencias parciales unifloras, ebracteadas, semillas unialadas o con un ala vestigial o transformada en arilo glutinoso; además, no se forma zona basal de abscición en el peciolo ni en el pedúnculo floral. Dos subseries han sido propuestas dentro de este taxón (González 1990, 1991, 1994): *Aristolochia* subser. *Hexandrae* (cuyas especies poseen florescencias terminales, foliosas), de la cual

fueron estudiadas para este trabajo cerca de 100 especies (Apéndice II), el equivalente a aproximadamente al 80% de dicha subserie; y *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* F. González (cuyas especies poseen especies con florescencias laterales, caulifloras, bracteosas), de la cual fueron estudiadas todas las especies conocidas (Apéndice II).

Euglypha Chodat & Hassler. Este género fue segregado por Schmidt (1935) en su propia tribu, Euglypheae, dentro de la subfamilia Aristolochioideae (Tabla I). Los especímenes examinados son citados más adelante, en los aspectos taxonómicos del presente trabajo.

Holostylis Duchartre. Los especímenes examinados son listados más adelante. Los especímenes examinados son citados más adelante, en los aspectos taxonómicos del presente trabajo.

Grupo externo (outgroup). A fin de polarizar los estados de los caracteres, se efectuó una comparación mediante el uso de un grupo externo. Este tipo de comparaciones permite reconocer los estados apomórficos (Eldredge & Cracraft 1980; Watrous & Wheeler 1981; Maddison et al. 1984; Kitching 1992). De los nueve taxa terminales, tres fueron considerados el grupo externo, *Asarum*, *Saruma* y *Thottea*; todos estos géneros pertenecen a la familia Aristolochiaceae. La escogencia de diferentes grupos externos permite incluir una mayor variación de las características dentro de éste (cf. Stuessy & Crisci, 1984), a la vez que aporta elementos de juicio reales (taxones) en vez de grupos hipotéticos; esto último garantiza que los resultados puedan ser sujetos a prueba (cf. Ax 1987). Una razón adicional en este caso consiste en el pobre conocimiento de la filogenia de los géneros que constituyen la familia Aristolochiaceae (cf. Weintraub 1995); en tales casos, dos o más grupos externos reducen la posibilidad de que éstos resulten formando parte del grupo interno.

La selección del grupo externo se basó en dos criterios; en primer término, el trabajo de Loconte & Stevenson (1991), en cuyo análisis los grupos hermanos de la subfamilia Aristolochioideae resultaron ser, consecutivamente, los géneros *Asarum* y *Saruma*. En segundo término, *Thottea* se tomó como parte del grupo externo, teniendo en cuenta la hipótesis filogenética implícita en Huber (1985, 1993), en la cual *Thottea*, *Aristolochia*, *Euglypha* y *Holostylis* (Tabla I), forman en conjunto la subfamilia Aristolochioideae, con base en los siguientes caracteres: plantas leñosas, con tricomas uncinados, ovario completamente ínfero, y perianto caduco después de antesis, por medio de una zona de abscición en el ápice del ovario.

Los datos correspondientes a *Saruma*, género monotípico del centro de la China, fueron obtenidos a partir de los siguientes ejemplares de herbario: *Bartholomew, B. et al. 1592* (NY), *Henry, A. 6676* (G, GH), *6683* (GH), *Jiang, Z.D. & G.F. Tao 379* (NY), *Wilson, E. H. 1832* (NY). Datos complementarios se obtuvieron de Ching-Yung & Chun-Shu (1988), Dickison (1992), Gregory (1956), Leins & Erbar (1995), Oliver (1889), Schmidt (1935), Tucker & Douglas (1996) y Wagner (1907).

Con relación a *Asarum*, género de cerca de 100 especies que crecen en regiones templadas del hemisferio Norte, fue examinado material de herbario de 11 especies (Apéndice II), depositado en NY, y especímenes vivos de *A. canadense* L., *A. europeum* L. y *A. shuttleworthii* Britten & Baker, cultivados en el Jardín Botánico de Nueva York. Estas observaciones fueron complementadas con los trabajos de Duchartre (1864), Eichler (1875, 1878), Hayata (1915), Schmidt (1935), Araki (1953), Gregory (1956), Blomquist (1957), Bowman (1973), Cheng & Yang (1983), Leins & Erbar (1985), Gaddy (1987), Sugawara (1987), Ching-Yung & Chun-Shu (1988), Hua-Shing et al. (1988), Endress & Hufford (1989) y Huang et al. (1995). Aunque algunos autores segregan varios géneros a partir de *Asarum*, el concepto seguido en este trabajo es el de considerar *Asarum* en sentido amplio (cf. Cheng & Yang 1983).

Por su parte, los caracteres del género *Thottea*, un grupo poco conocido de cerca de 28 especies distribuidas en India, Sri Lanka, Bangladesh, Birmania, Tailandia, Vietnam, China y Malasia, fueron obtenidos a partir de ejemplares de herbario (depositados en NY) de 8 especies (Apéndice II), y de los trabajos de Duchartre (1870), Solereder (1889), van Steenis (1931), Schmidt (1935), Wyatt (1955), Bowman (1973), Dan et al. (1996), Hou (1981, 1984), Swarupanandan (1983), Renuka & Swarupanandan (1986), Leins et al. (1988) y Shu-Mei (1988). Al igual que en el caso de *Asarum*, existen varias delimitaciones genéricas de *Thottea*, de las cuales se siguió la de Hou (1981, 1984), quien considera este género en sentido amplio.

Resultados

Se obtuvo un único cladograma completamente resuelto (Fig. 1), con todas las opciones empleadas. El cladograma tiene una longitud de 53 pasos, un Indice de Consistencia (IC) de 0.86 y un Indice de Retención (IR) de 0.72. De los tres grupos externos, *Thottea* resulta ser el género hermano del grupo interno; esta relación, una de las más estables en el cladograma, está soportada por lo menos por 7 sinapomorfias: Plantas leñosas (por lo menos en la raíz y/o rizoma; carácter 1-1), con tricomas uncinados (carácter 5-1) y células silíceas (carácter 6-1); pedúnculo floral más corto que el ovario (carácter 13-1); perianto y ginostemo caducos, debido a la presencia de una zona de abscición por encima del ovario (carácter 17-1); polen rugulado (carácter 27-2); y ovario lineariforme (carácter 31-1).

Monofilia de la subfamilia Aristolochioideae sensu Schmidt (Tabla I): Las sinapomorfias para esta subfamilia son: perianto zigomórfico (carácter 16-1), tubular (carácter 15-2), diferenciado en utrículo, tubo y limbo (carácter 18-1); estambres uniseriados (carácter 23-2); estambres 6 (carácter 22-4); ginostemo compacto, sin diferenciación de filamento y tejido carpelar (carácter 24-1). Los profilos foliosos (carácter 2-0) resultan ser una homoplasia en esta subfamilia, presente también en *Saruma*. *Aristolochia* ser. *Thyrsicae* es el clado más basal dentro del grupo propio (Fig. 1). Los caracteres apomórficos consisten en la posesión de cápsulas con septos cancelados (carácter 35-1) y semillas con dos alas (carácter 39-2). Adicionalmente, las especies de esta serie exhiben dos caracteres homoplásicos, la presencia de zona basal de abscición en el peciolo (carácter 3-1), que aparece como adquisición independiente en *Asarum*; y las semillas planas (carácter 38-1) (presentes en *Aristolochia* subsect. *Pentandrae* y en algunas especies de *A.* subser. *Hexandrae*). Las sinflorescencias tírsicas (carácter 9-0), con inflorescencias parciales en ripidios o cincinos, definido como caracter diagnóstico para esta serie, resulta ser plesiomórfico.

Dos sinapomorfias soportan la monofilia del clado (*Aristolochia* subsect. *Pentandrae* ((*Euglypha*- *A.* subser. *Hexandrae*) (*Holostylis* - *A.* subser. *Anthocaulicae*))), las sinflorescencias racemosas (carácter 9-1), y la rafe engrosada (carácter 40-2).

Aristolochia subsect. *Pentandrae*, un grupo de especies subarbustivas del sur de los Estados Unidos y México, resulta caracterizado por las siguientes apomorfias: presencia de 5 estambres (carácter 22-5) y 5 carpelos (carácter 29-1), septos de la cápsula fusionados durante la dehiscencia (carácter 36-1); dos homoplasias ocurren también en este taxon: la dehiscencia septifraga (carácter 34-1), la cual aparece independientemente en *Thottea*; y las semillas planas (carácter 38-1), presentes en *Aristolochia* ser. *Thyrsicae* y en algunas especies de *Aristolochia* subser. *Hexandrae*.

El clado siguiente, definido por la sinapomorfia flores ebracteadas (carácter 12-1) incluye, por un lado, *Aristolochia* subser. *Hexandrae* + *Euglypha*, y por otro *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* + *Holostylis* (Fig. 1). Los demás caracteres diagnósticos descritos por González (1990, 1991) para las subseries *Hexandrae* y *Anthocaulicae*, resultan ser plesiomórficos a este nivel: plantas holocáulicas (carácter 7-0), con sinflorescencias racemosas (carácter 9-1), ausencia de

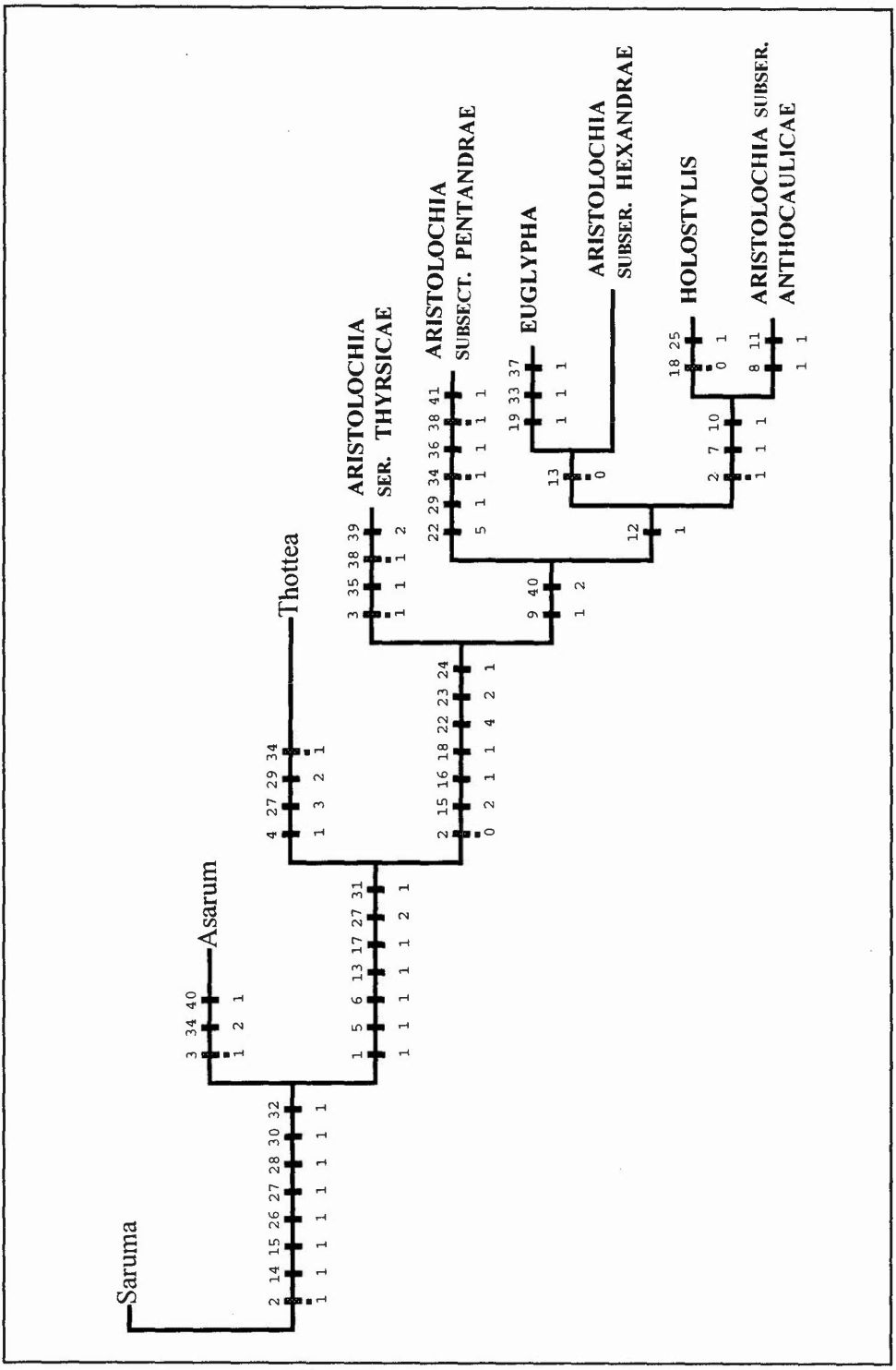

Figura 1. Cladograma obtenido a partir de los 41 caracteres morfológicos incluidos en el presente estudio. Los taxones escritos en mayúscula constituyen el grupo interno. Líneas sólidas, apomorfías; líneas punteadas con un cuadrado sólido, homoplasias. Los números corresponden al número del carácter/número del estado.

BIBLIOTECA CENTRAL
SALA UNIVERSIDAD NACIONAL

zona de abscición en la base del peciolo (carácter 3-0), cápsulas con septos enteros (carácter 35-0), y semillas ovoides o elipsoidales, sin alas (carácter 39-0) o unialadas (carácter 39-1). *Euglypha* es el grupo hermano de *Aristolochia* ser. *Hexandrae* , a juzgar por el mayor desarrollo del pedúnculo floral con relación al ovario (carácter 13-0). Aunque este caracter se presenta también en *Asarum* y *Saruma* -en otras palabras, es homoplásico- hay razones para considerar su presencia en *Aristolochia* como adquisición independiente (sinapomorfía secundaria); a este respecto, es particularmente importante recalcar la posibilidad de que el desarrollo floral del ovario en *Asarum* y *Saruma* (cf. Leins & Erbar 1985, 1995; Tucker & Douglas 1996), por una parte, y en *Aristolochia* s.l. (obs. pers.) por otra, sea diferente. Esta hipótesis está siendo sometida a prueba mediante estudios de ontogenia y anatomía floral por el autor del presente trabajo.

Las autapomorfías de *Euglypha* son: la constricción en la base del utrículo a manera de un estípite entre el ginostemo y el ovario (carácter 19-1); y los frutos indehiscentes (carácter 33-1), con una semilla por carpelo (carácter 37-1). Por su parte, *Aristolochia* subser. *Hexandrae* es el único taxon para el cual, hasta el momento, no ha sido posible reconocer ninguna autapomorfía (Fig. 1); es entonces posible que sea parafilético. La inclusión en el análisis de caracteres adicionales y de especies representantes de los taxones del Viejo Mundo, permitirá obtener resultados adicionales.

Holostylis + *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* conforman un grupo monofilético (Fig. 1), a juzgar por dos sinapomorfías, el modelo de inflorescencia tipo antocáulo (carácter 7-1), y la reducción de los forófilos (carácter 10-1). El modelo antocáulo, propuesto para plantas tropicales por Mora-Osejo (1987), puede ser considerado en el caso particular de las Aristolochiaceae, como un carácter compuesto, ya que implica varias transformaciones: Predominancia y prolificación vegetativa del eje principal y las ramificaciones de orden menor; sinflorescencias siempre originadas en brotes laterales; y estructuras vegetativas de las sinflorescencias (forófilos y entrenudos) reducidas. Adicionalmente, en estos dos taxa los profilos se reducen, condición que aparece como adquisición secundaria (nótese que esta condición también aparece en los miembros del grupo externo *Asarum* y *Thottea*; Fig. 1).

Holostylis fue descrito como género aparte de *Aristolochia* por presentar el ginostemo no lobulado y el perianto campanulado, poco diferenciado en utrículo, tubo y limbo. Con respecto al primer carácter, observaciones detalladas permiten apreciar seis lóbulos rudimentarios en el ginostemo de *H. reniformis* Duchartre (Hoehne 1942; obs. pers.); ésta constituye la única clara autapomorfía de dicho taxon (carácter 25-1). Con respecto al segundo, si bien es cierto que no ocurre diferenciación del perianto en utrículo, tubo y limbo en *Holostylis*, como tampoco ocurre en *Asarum*, *Saruma* y *Thottea* (carácter 18-0, posiblemente homoplásico), parece ser que la ontogenia floral de *Holostylis* sea diferente, debido a que da como resultado un perianto zigomórfico y unilobado (en los otros géneros es actinomórfico y trilobado); por lo tanto, es posible plantear la hipótesis de que la formación del perianto en *Holostylis* sea una autapomorfía adicional.

Finalmente, las autapomorfías de *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* consisten en la caulifloría primaria (carácter 8-1) y la reducción extrema de los entrenudos en las inflorescencias cauliflora (carácter 11-1).

Discusión

Se propone aquí que el reconocimiento a nivel genérico de *Euglypha* y *Holostylis* ha sido una consecuencia adicional del sistema de monocaracteres que ha prevalecido a lo largo de la historia taxonómica de la familia, el cual ha sobrevalorado la importancia de la forma del perianto en la sistemática de los taxones. Prueba de ello es que al analizar dichos caracteres diagnósticos junto con caracteres relacionados con morfología del polen, de los

órganos vegetativos, de las inflorescencias, y de frutos y semillas, los grupos más cercanos de ambos géneros se encuentran en los clados más distales en el cladograma. Adicionalmente, estudios anatómicos revelan similitudes adicionales entre *Aristolochia* y *Holostylis* (Carlquist 1993); particularmente, es de mencionar la presencia de traqueidas en ambos géneros. Por otra parte, con la inclusión de *Euglypha* como parte de *Aristolochia,* se refuta la existencia de la tribu Euglypheae, propuesta por Schmidt (1935) como taxon diferente dentro de la subfamilia Aristolochioideae (Tabla I). Un análisis más extenso de la filogenia de *Aristolochia,* incluidos los miembros paleotropicales, actualmente en proceso por parte del autor del presente trabajo, permitirá proponer una clasificación alternativa, basada en el reconocimiento de taxones monofiléticos.

Los resultados obtenidos no apoyan la segregación de los miembros neotropicales de *Aristolochia* en varios géneros, efectuada inicialmente por Rafinesque (1828, 1836) y Klotzsch (1859), y revalidada más recientemente por Huber (1960, 1985, 1993). Dos de los géneros segregados por estos autores están incluidos en el presente análisis, '*Howardia*' Klotzsch y *Einomeia* Raf. El cladograma aquí obtenido (Fig. 1) muestra por una parte, que '*Howardia*', equivalente a *Aristolochia* ser. *Thyrsicae* + A. subser. *Hexandrae* +A. subser. *Anthocaulicae*, no es monofilético; y por otra, que *Einomeia*, equivalente a *Aristolochia* subsect. *Pentandrae*, constituye el segundo clado basal, por lo cual forma parte de *Aristolochia* sensu lato.

El cladograma resultante (Fig. 1) confirma varios de los caracteres hasta ahora considerados plesiomórficos en las Aristolochiaceae: hábito herbáceo, perianto biseriado, actinomórfico, elevado número de estambres desarrollados en dos o más series, y gineceo parcialmente apocárpico; además, permite hipotetizar otros estados plesiomórficos en la familia: sinflorescencias tírsicas, flores bracteadas, estambres con dehiscencia introrsa, debida a la inflexión de los filamentos, polen reticulado, y ovario semi-ínfero. Adicionalmente, las plesiomorfias de *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* consisten en 6 estambres, frutos con los septos enteros, separados durante la dehiscencia, semillas sin alas y rafe filiforme. El presente análisis confirma, además, la serie de transformaciones en la arquitectura de la inflorescencia propuesta por González (1990), que va de inflorescencias tírsicas a racemosas, y de florescencias terminales a laterales.

Cambios taxonómicos: A fin de llevar los resultados del presente análisis filogenético a la clasificación formal de la subfamilia Aristolochioideae, se propone entonces, incluir las especies *Euglypha rojasiana* Chodat & Hassler y *Holostylis reniformis* dentro de *Aristolochia* subsect. *Hexandrae*. Los cambios nomenclaturales son mencionados enseguida:

Aristolochia rojasiana (Chodat & Hassler) F. González, comb. nov.

Euglypha rojasiana CHODAT & HASSLER, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 6: 138-141. 1906; Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 11: 176. 1913. HAUMAN, An. Mus. Nac. Buenos Aires 32: 335. 1923. HOEHNE, Mon. Ilustr. Arist. Bras., Mem. Inst. Oswaldo Cruz 20: 91. 1927; Fl. Brasílica 15(2): 21-22, t. 2. 1942; SCHMIDT, Aristolochiaceae, Nat. Pflanzenfam. 16b: 242. 1935. Gregory, Amer. J. Bot. 43: 110-122; AHUMADA, Op. Lilloana 16: 51-53, t. 19. 1967.

Tipo: Paraguay, Gran Chaco, Loma Clavel, Nov 1903, *Hassler 2351*, fl fr (BM!, CORD, G!, GH!, LIL, P!, UC!, US!).

Distribución geográfica: Bolivia (Santa Cruz; el presente es el primer registro para dicho país), Brasil (Mato Grosso do Sul), Paraguay (Olimpo, Boquerón, Concepción, Presidente Hayes y Central) y Argentina (Chaco y Formosa).

Especímenes examinados: **BOLIVIA**: SANTA CRUZ: Prov. Cordillera, Bañados del

Izozog, 360 m, 19o 06' 62o 20', 5-15 Ene 1993, *Vargas et al. 1905*, fl fr (NY). **BRASIL**: MATO GROSSO DO SUL: Porto Murtinho, 18 Mar 1985, *Hatschbach & Silva 49258*, fl fr (HBG, NY, UC, UEC). **PARAGUAY:** OLIMPO: Pto. Diana, 7 Ene 1974, *Arenas 314*, fl fr (CTES); Pte. Olimpo, 11 Ene 1974, *Arenas 337*, fl fr (CTES); Bahía Negra, 15 Nov 1904, *Rojas 13763*, fl (L). BOQUERON: Mayor Pedro Lagerenza, 5 Abr 1978, *Schinini & Bordas 14905*, st (CTES). CONCEPCIÓN: Concepción, próximo al aeródromo, 25 Feb 1968, *Ahumada 3497*, fl (S); 11 Feb 1972, *Ahumada 4619*, fl (UC). PRESIDENTE HAYES: Fu. General Bruguez, 7 Ene. 1980, *Arenas 1647*, fl fr (CTES); ruta Trans-Chaco, 18 Dic 1987, *Schinini & Palacios 25820*, fl (CTES). CENTRAL: Emboscada, Dic 1971, *Schinini 4187*, fl fr (CTES, G, GH, LP). **ARGENTINA:** CHACO: Primero de Mayo, Camino Colonia Benitez a Resistencia, Feb 1930, *Meyer 155* (SI); Primero de Mayo, Colonia Benitez, 1 Mar 1931, *Schulz 167*, fl fr (CTES, P); Primero de Mayo, Colonia Benitez, 3 Jul 1941, *Schulz 2991*, st (CTES); Primero de Mayo, entre Colonia Benitez y Antequera, 31 Jul 1967, *Schulz 15992*, fr (CTES); Primero de Mayo, Colonia Benitez, camino a Antequera, 30 Dic 1973, *Schulz 18728*, fl (CTES). FORMOSA: Jun 1919, *Jorgensen 2772*, fr (GH, SI); Pilcomayo, Loma Pará, 20 Dic 1946, *Morel 1879*, fl (CTES).

Aristolochia reniformis (Duchartre) F. González, comb. nov.

Holostylis reniformis DUCHARTRE, Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 4, 2: 33. 1854; in DC. Prodr. 15 (1): 431. 1864; MASTERS, Fl. Bras. 4(2): 80. 1875; MALME, Ark. Bot. 1:529. 1904; HOEHNE. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 20: 89-90, t. 28. 1927; Fl. Brasílica 15(2): 19-20, t. 1. 1942; SCHMIDT, Aristolochiaceae, Nat. Pflanzenfam. 16b: 234-235. 1935; GREGORY, Amer. J. Bot. 43: 110-122.

Tipo: Brasil, Goiás, 1836-1841, *Gardner 3970*, fl. Lectótipo (aquí designado): G!. Isolectótipos: BM!, G!, NY!, P.

Duchartrella reniformis (Duchartre) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 2: 563-564.

Distribución geográfica: Bolivia (Beni y Santa Cruz), Brasil (Mato Grosso, Mato Grosso do Sul y Goiás, más tres colecciones algo aisladas en Maranhão y Tocantins) y Paraguay (Amambay).

Especímenes examinados: BOLIVIA: BENI: Huacaraje, 63 45 13 31, 11 Abr 1979, *Krapovickas & Schinini, 34825*, fl fr (CTES).Santa Cruz, Nuflo de Chavez, 250 m, 63 06 15 43, 27 Abr 1977, *Krapovickas & Schinini*, 31886, fr (CTES, SI). **BRASIL**: MARANHÃO: Grajaú, Rodovia Grajaú-Barra do Corda, 23 Abr 1983, *Silva et al. 1191*, fl fr (HBG); Loreto, Ilha de Balsas region, 200-300 m, 12 Apr 1966, *Eiten & Eiten 4288*, fl (NY). TOCANTINS: Arraias, Rodovia Campos Belos a Taguatinga, 11 Feb 1994, *Hatschbach et al. 60350*, fl (CTES). GOIÁS: Gurupi, 27 Dic 1969, *Eiten & Eiten 10034*, fl (NY); Barra do rio Paranariba, 1894-1895, *Glaziou 22034*, fr (G); Ene 1893, *Ule 489*, fl (CORD, HBG); sin localidad precisa, *Gooker 3970*, st (P). MATO GROSSO: Sto. Antonio de Leverger, 18 Ene 1979, *Maciel 30*, fl (BM); Cuiabá, Dstr. N. Sa. da Guia 26 Abr 1981, *Sazima & da Cunha 12644* fl fr (UEC); Cuiabá, Nov 1903, Malme s.n., st (S); Coxipro, pr. Cuiabá, 12 Jun 1902, *Malme 2704*, fl fr (S). MATO GROSSO DO SUL: Bela Vista, 11 Ene 1972, *Ahumada 4565*, fl fr (UC), 4570 fl (NY); Rio Verde, Serra da Pimenteira, 12 Nov 1973, *Hatschbach & Koczicki 33142*, fl (CTES, HBG, NY, UC);. Sin localidad: *Burchell 6499*, fl (P); *Pohl* s.n., fl (BM). **PARAGUAY**: AMAMBAY: Bella Vista, afueras de Bella Vista, 12 Feb 1982, *Fernandez-Casas 6281*, fl fr (MA, NY); Bella Vista, cursus superioris fluminis Apa, *Hassler 8061*, fl fr (G, NY, S, UC); Bella Vista, cercanías del Río Apa, Ene 1972, *Schinini 4243*, fl (G); Bella Vista, Río Apa, 20 Ene 1971, *Schinini 12188*, fl (CTES); Bella Vista, Río Apa, 25 Ago 1980, *Schinini & Bordas 20630*, st (CTES); Bella Vista, Río Apa, 28 Mar 1951, *Schwarz 12223*, fl (CTES, MO); Bella Vista, Río Apa, 15 Dic 1983, *Vanni et al. 313*, fl (TEX).

Conclusión

El presente análisis cladístico de los miembros neotropicales de la subfamilia Aristolochioideae sensu Schmidt (1935) muestra que *Aristolochia* es parafilético. Esta conclusión se basa en el estudio morfológico de los miembros neotropicales de la familia (*Aristolochia* sect. *Gymnolobus*, y los géneros *Euglypha* y *Holostylis*) como grupo interno, más el grupo externo constituído por los demás géneros de la familia Aristolochiaceae, *Saruma*, *Asarum* y *Thottea*. Se propone que los otros dos géneros de la subfamilia, *Euglypha* y *Holostylis*, sean incluidos como parte de *Aristolochia,* para aplicar el concepto de monofilia a nivel genérico. En consecuencia, la subfamilia Aristolochioideae sensu Schmidt, queda reducida a un único género, *Aristolochia* sensu lato. Adicionalmente, se propone que *Euglypha* es el taxon hermano de *Aristolochia* subser. *Hexandrae* , y que *Holostylis* es el grupo hermano de *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae*. Finalmente, el cladograma muestra al género *Thottea* como el grupo hermano de *Aristolochia.*

Agradecimientos

A D. Wm. Stevenson, por sus comentarios y enseñanzas en el procesamiento e interpretación de los datos presentados aquí, y por poner a mi disposición los programas de computador requeridos. A A. L. Takhtajan, por las discusiones y comentarios acerca de la delimitación genérica en las Aristolochiaceae. Al Jardín Botánico de Nueva York, la Universidad Nacional de Colombia, y Colciencias, por la financiación recibida para adelantar mis estudios de doctorado en la Universidad de la Ciudad de Nueva York.

Literatura citada

AHUMADA, L.Z. 1967. Revision de las Aristolochiaceae argentinas. Opera Lilloana 16: 1-148.

ARAKI, Y. 1953. Systema generis Asari. Acta Phytotax. Geobot. 6: 122-135.

AX, P. 1987. *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenesis.* John Wiley, Chichester.

BECCARI, O. 1870. Illustrazione di nuove specie di piante bornensi. Nuovo Giorn. Bot. Ital. 2: 5-8.

BLOMQUIST, H.L. 1957. A revision of *Hexastylis* of North America. Brittonia 8:255-281.

BOWMAN, T.C. 1973. Comparative morphological investigations on the Aristolochiaceae. Ph. D. Tesis, Arizona State University.

CARLQUIST, S. 1993. Wood and bark anatomy of Aristolochiaceae; systematic and habital correlations. IAWA Journal 14 (4): 341-357.

CHENG, C.Y..& C.S. YANG. 1987. A synopsis of the chinese species of *Asarum* (Aristolochiaceae). J. Arnold Arbor. 64(4): 565-597.

CHING-YUNG, C. & Y. CHUN-SHU. 1988. *Saruma & Asarum*. In: Hua-shing, K. & L.Yeou-ruenn (eds.), Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Vol. 24: 160-196.

CHODAT & HASSLER. 1906. Novitates Paraguarienses. Bull. Herb. Boissier, ser. 2, 6: 138-141.

DAN, M., P.J. MATHEW, C.M. UNNITHAN & P. PUSHPANGADAN. 1996. *Thottea abrahamii* a new species of Aristolochiaceae from Peninsular India. Kew Bull. 51(1): 179-182.

DAVIS, P.H. & M.S. KHAN. 1961. *Aristolochia* in the Near East. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 23(4): 515-546.

DICKISON, W.C. 1992. Morphology and anatomy of the flower and pollen of *Saruma henryi* Oliv., a phylogenetic relict of the Aristolochiaceae. Bull. Torrey Bot. Club 119(4):392-400.

DUCHARTRE, P. 1854. Tentamen methodicae divisionis generis *Aristolochia*. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 4, 2: 29-76.

_____ 1864. Aristolochiaceae. *En*: A. DC. Prodr. 15(1): 421-498.

EICHLER, A.W. 1875/78. *Bluthendiagramme*. Leipzig: Engelmann.

ELDREDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogeneic patterns and the evolutionary process.* Columbia Univ. Press, New York.

ENDRESS, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers.* Cambridge Univ. Press.

_____ & L. D. HUFFORD 1989. The diversity of the stamen structures and dehiscence patterns among Magnoliidae. Bot. J. Linn. Soc. 100:45-85.

FARRIS, J.S. 1982. The logical basis of phylogenetic analysis. En: N. Platnick & V. Funck (eds.),

Advances in Cladistics. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society, Columbia Univ. Press, New York, Pp. 7-36.

_____ 1988. Hennig 86, version 1.5.

GADDY, L.L. 1987. A review of the taxonomy and biogeography of *Hexastylis* (Aristolochiaceae). Castanea 52(3):186-196.

GONZÁLEZ, F. 1990. Aristolochiaceae. Flora de Colombia. Monografía No. 12. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá.

_____ 1991. Notes on the Systematics of *Aristolochia* subsect. *Hexandrae*. Ann. Missouri Bot. Gard. 78(2): 497-503.

_____ 1994. Aristolochiaceae. Flora of Ecuador, Monograph No. 51, pp. 1-42.

GREGORY, M.P. 1956. A phyletic rearrangement in the Aristolochiaceae. Amer. J. Bot. 43: 110-122.

HAYATA, B. 1915. Aristolochiaceae. Icon. Pl. Formosan. 5: 137-150.

HAUMAN, L.1923. Catalogue des Phanérogames de L'Argentine. Deuxieme Partie: Dicotylédones, I. Ann. Mus. Nac. Buenos Aires 32: 335.

HOEHNE, F.C. 1927. Monographia Ilustrada das Aristolochiaceas brasileiras. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 20(1): 67-175, t. 16-103.

_____ 1942. Aristolochiaceas. Fl. Brasílica 15(2): 3-141, t. 1-123.

HOU, D. 1981. Florae Malesiana Praecursores LXII. On the genus *Thottea* (Aristolochiaceae). Blumea 27: 301-332.

_____ 1984. Aristolochiaceae. Florae Malesiana. Ser. 10, 1: 53-108.

HUANG, S.F., T.H. HSIEH & T.C. HUANG. 1995. Notes on the Flora of Taiwan (21) — The genus *Asarum* L. (Aristolochiaceae). Taiwania 40(2): 91-120.

HUBER, H. 1960. Zur Abgrenzung der Gattung *Aristolochia* L. Mitt. Bot. Staatssamml. Munchen 3: 531-553.

_____ 1985. Samenmerkmale und Gliederung der Aristolochiaceen. Bot. Jahrb. Syst. 107: 277-320.

_____ 1993. Aristolochiaceae, in K. Kubitzki (Ed.), The families and genera of vascular plants, 2: 129-137.

HUTCHINSON, J. & J.M. DALZIEL. 1928. Aristolochiaceae. Fl. West Tropical Africa, pp. 75-78.

KITCHING, I. J. 1992. The determination of character polarity. Pp. 22-43. En: P.L. Forey et al. (eds.), *Cladistics, a practical course in systematics.* Oxford Univ. Press, pp. 22-43.

KLOTZSCH, F. 1859. Die Aristolochiaceae des Berliner Herbariums. Monatsber. Konigl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1859: 571-625.

KUBITZKI, K. 1993. (Ed.) The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Springer Verlag.

KUNTZE, O. 1891. Aristolochiaceae. Revisio Generum Plantarum, 2: 563-564.

LEINS, P. & C. ERBAR. 1985. Ein Beitrag zur Bluten entwicklung der Aristolochiaceen, einer Vermittlergruppe zu den Monokotylen. Bot. Jahrb. Syst. 107: 343-368.

_____ 1995. Das fruhe Differenzierungsmuster in den Bluten von *Saruma henryi* Oliv. (Aristolochiaceae). Bot. Jahrb. Syst. 117(3): 365-376.

_____ & van Heel. 1988. Note on the floral development of *Thottea* (Aristolochiaceae). Blumea 33(2): 357-370.

LOCONTE, H. & D.W. STEVENSON. 1991. Cladistics of the Magnoliidae. Cladistics 7: 267-296.

MA, J.S. 1989. A revision of *Aristolochia* Linn. from E. & S. Asia. Acta Phytotaxonomica Sinica 27(5): 321-364.

_____ 1992. A taxonomic revision on genus *Aristolochia* subgenus *Pararistolochia.* Acta Phytotax. Sin. 30(6): 508-514.

MADDISON, W.P., M.J. DONOGHUE, & D.R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool. 33: 83-103.

MALME, G.G.O. 1904. Betrage zur Kenntniss der Sudbrasilianischen Aristolochiaceen. Ark. Bot. 1: 521-551.

MASTERS, M.T. 1875. Aristolochiaceae. En: C. F. P. von Martius (Ed.), Flora Brasiliensis 4: 77-114, t. 17-26.

MORA-OSEJO, L.E. 1987. *Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas.* Academia Colomb. Ciencias Bogota.

NARDI, E. 1984. The genus *Aristolochia* L. (Aristolochiaceae) in Italy. Webbia 38: 221-300.

NELSON, G. 1994. Homology and systematics. Pp. 101-149. En: B.K. Hall (ed.): *Homology, the hierarchical basis of comparative biology.* Academic Press.

NIXON, K. 1995a. *Clados Version 1.4.95. Program and documentation.* Published by the author. Trumansburg, New York.

NIXON, K. 1995b. Dada Version 1.0000000001. Program and documentation. Published by the author. Trumansburg, New York.

OLIVER. 1889. *Saruma henryi.* En: Hooker's Icon. Pl.: Tab. 1895.

PARSONS, M.J. 1996. New species of *Aristolochia* and *Pararistolochia* (Aristolochiaceae) from Australia and New Guinea. Bot. J. Linnean Soc. 120: 199-238.

PFEIFER, H. W. 1966. Revision of the north and Central American hexandrous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 53: 115-196.

_____ 1970. A taxonomic revision of the pentandrous species of *Aristolochia.* Univ. Connecticut Publ. Series, 134 pp.

PONCY, O. 1978. Le genre *Pararistolochia,* Aristolochiaceae d'Afrique tropicale. Adansonia, ser. 2, 17(4): 465-494.

RAFINESQUE, C.S. 1828. Medicinal Flora 1: 61-65.

_____ 1836. Flora Telluriana, Centur. I-XII. pp. 97-99.

RENUKA, C. & K. SWARUPANANDAN. 1986. Morphology of the flower in *Thottea siliquosa* and the existence of staminodes in Aristolochiaceae. Blumea 31: 313-318.

SCHMIDT, O.C. 1935. Aristolochiaceae. *En*: A. Engler & K. Prantl, Nat. Pflanzenf., ed. 2, 16b:204-242.

SCOTLAND, R.W. 1992. Character coding. Pp. 14-21. En: P.L. Forey et al. (eds.), Cladistics, a practical course in systematics. Oxford Univ. Press.

SHU-MEI, H. 1988. *Thottea.* En: Hua-shing, K. & L.Yeou-ruenn (eds.), Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Vol. 24: 196-199.

SOLEREDER, H. 1889. Beitrage zur vergleichenden Anatomie der Aristolochiaceen. Bot. Jahrb. Syst. 10:410-524.

VAN STEENIS, C. G. G. J. 1931. Some remarks about the genera *Thottea* and *Apama.* Bull. Jard. Bot. Buiterzorg 12(2): 204-207.

STUESSY, T.F. & J.V. CRISCI. 1984. Problems in the determination of evolutionary directionality of character-state change for phylogenetic reconstruction. Pp. 71-87. En: T. Duncan & T.F. Stuessy (eds.) *Cladistics, perspectives on the reconstruction of evolutionary history.* Columbia University Press

SUGAWARA, T. 1987. Taxonomic studies of *Asarum* sensu lato III. Comparative floral anatomy. Bot. Mag. (Tokyo) 100: 335-348.

SWARUPANANDAN, K. 1983. A new species of *Thottea* Rottb. (Aristolochiaceae) from India. Blumea 28(2): 407-411.

TUCKER, S. & A.W. DOUGLAS. 1996. Floral structure, development, and relationships of paleoherbs: *Saruma, Cabomba, Lactoris,* and selected Piperales. Pp. 141-175. *En*: D.W. Taylor & L. J. Hickey (eds.), *Flowering plant origin, evolution and phylogeny.* Chapman & Hall.

WAGNER, R. 1907. Zur Kenntnis des *Saruma Henryi* Oliv. Ogsterr. Bot. Z. 57: 265-271.

WATROUS, L. & Q. WHEELER. 1981. The outgroup method of phylogeny reconstruction. Syst. Zool. 30: 1-16.

WEBERLING, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences.* Cambridge Univ. Press, New York.

WEINTRAUB, J.D. 1995. Host plant association patterns and phylogeny in the tribe Troidini (Lepidoptera: Papilionidae). Pp. 307-316 En: J.M. Scriber, Y. Tsubaki & R.C. Lederhouse (eds.) *Swallowtail butterflies: their ecology and evolutionary biology.* Scientific Publishers, Inc.

WYATT, R. 1955. Floral morphology and phylogeny of the Aristolochiaceae. Ph.D. thesis, University of North Carolina.

BIBLIOTECA CENTRAL
SALA UNIVERSIDAD NACIONAL

Apéndice 1. Matriz de datos y caracteres y estados usados en el análisis cladístico. (* = polimorfismo total; $ = polimorfismo parcial; - = no aplicable;? = dato no conocido).

	5	10	15	20	25	30	35	40
Saruma	00000000000000000---20000000000000-00002							
Asarum	01100000000011000---20001110*01020-00012							
Thottea	110*110*00001110100-1$$0013121110102000$$							
Euglypha	10001100100101211110142101210111-0-10022							
Holostylis	11001110110111211000142111210111000000022							
A. subser. Anthocaulicae	11001111111111211100142101210111000000022							
A. subsect. Pentandrae	10001100100011211100*52101211111010101021							
A. ser. Thyrsicae	10101100000011211100142101210111001001202							
A. subser. Hexandrae	1*00110010010121110**4210121011100000*$$2							

1. Hábito: (0) herbáceo; (1) leñoso, por lo menos en el sistema radicular.

2. Prófilos: (0) foliosos; (1) reducidos (a manera de pseudoestípulas o de catáfilos).

3. Zona de abscición en la base del peciolo: (0) ausente; (1) presente.

4. Venación: (0) palmeada; (1) pinnada.

5. Tricomas uncinados: (0) ausentes; (1) presentes.

6. Células silíceas: (0) ausentes; (1) presentes.

7. Arquitectura de la planta: (0) holocáulos; (1) antocáulos (cf. Mora-Osejo, 1987; González, 1990, 1991).

8. Caulifloría primaria: (0) ausente; (1) presente. Se definen aquí dos tipos de caulifloría: la primaria, en la cual la única forma de floración es mediante coflorescencias laterales (González, 1990, Fig. 9), generalmente desarrollados a partir de los ejes primarios de la planta, gruesos y suberificados, y por lo tanto, los frutos siempre se desarrollan a partir de estas flores. En contraste, la caulifloría secundaria (o accesoria), presente con frecuencia en especies de *Aristolochia* ser. *Thyrsicae*, consiste en el desarrollo de inflorescencias parciales cimosas tanto en los brotes jóvenes como en ejes primarios y ya leñosos de la planta (cf. González, 1990, Figs. 6-7); en este caso, los frutos se forman a partir de las flores en los brotes jóvenes y las flores caulinares (a pesar de que se desarrollan en gran cantidad), muy rara vez producen frutos.

9. Sinflorescencia: (0) tírsica (cf. Weberling, 1989); (1) racemosa.

10. Forófilos: (0) foliosos; (1) bracteosos.

11. Nudos en la sinflorescencia: (0) elongado; (1) constricto.

12. Bráctea: (0) presente; (1) ausente. Se considera presente aun en los casos que, como en *Saruma* y Asarum, las brácteas son foliosas y desarrolladas a manera de nomófilos, pero forman parte de la inflorescencia parcial, determinada, estructuralmente similar a las cimas con brácteas reducidas en *Aristolochia* ser. *Thyrsicae*.

13. Pedúnculo: (0) más largo que el ovario; (1) más corto que el ovario.

14. Número de series en el perianto: (0) dos; (1) una. Existen estructuras vestigiales en la posición de los pétalos en unas pocas especies de Asarum y *Thottea* (cf. Leins & Erbar, 1985; Renuka & Swarupanandan, 1986), pero el perianto de estos géneros es considerado como uniseriado. Sin embargo, si se considera este carácter polimórfico -en otras palabras la presencia de perianto uni- y biseriado- en dichos taxa, el cladograma resultante es el mismo.

15. Forma del perianto: (0) rotácea; (1) campanulada; (2) tubular-sigmoidea.

16. Simetría del perianto: (0) actinomórfica; (1) zigomórfica.

17. Zona de abscición por encima del ovario: (0) ausente (perianto y/o ginostemo persistentes); (1) presente (perianto y ginostemo caducos).

18. Perianto: (0) no diferenciado; (1) diferenciado en utrículo, tubo y limbo.

19. Base del utrículo: (0) sésil; (1) estipitada.

20. Siringe: (0) presente; (1) ausente.

21. Anillo: (0) presente; (1) ausente.

22. Número de estambres: (0) 36; (1) 24; (2) 12; (3) 8; (4) 6; (5) 5. Polimorfismo parcial en *Thottea* (estados presentes: 0, 1, 2, 3)

23. Estambres: (0) biseriados; (1) triseriados; (2) uniseriados. Polimorfismo parcial en *Thottea* (estados presentes: 0, 1).

24. Ginostemo: (0) tangencialmente hendido (1) compacto. Aunque las homologías estructurales del ginostemo aún no son claras (cf. Leins & Erbar, 1985; Leins et al. 1988), los lóbulos, bien sean de origen estaminal, carpelar, o mixto, en *Saruma*, Asarum y *Thottea* son más o menos independientes, es decir, filamentos y anteras estan tangencialmente separados del tejido carpelar; en contraste, los lóbulos del ginostemo en todos los miembros de la subfamilia Aristolochioideae sensu Schmidt son compactos.

25. Lóbulos supraestaminales (tradicionalmente considerados los lóbulos del ginostemo): (0) desarrollados; (1) vestigiales.

26. Dehiscencia de los estambres: (0) extrorsa; (1) funcionalmente introrsa; aunque la posición del estomio es extrorsa en todos los taxa examinados, *Saruma* tiene la particularidad de que los filamentos se incurvan en antesis, y el estomio queda colocado hacia el interior de la flor (cf. Dickison, 1992).

27. Escultura del polen: (0) reticulado; (1) gemado; (2) rugulado; (3) foveolado.

28. Polen: (0) semitectado; (1) tectado.

29. Número de carpelos: (0) seis; (1) cinco; (2) cuatro.

30. Posición del ovario: (0) semi-ínfero; (1) ínfero.

31. Forma del ovario: (0) globoso; (1) lineariforme.

32. Gineceo: (0) parcialmente apocárpico, a nivel del ovario; (1) sincárpico, a nivel del ovario.

33. Fruto: (0) dehiscente; (1) indehiscente.

34. Tipo de dehiscencia del fruto: (0) septicida; (1) septifraga; (2) irregular.

35. Septos del fruto: (0) enteros; (1) cancelados.

36. Septos: (0) separados durante la dehiscencia; (1) fusionados.

37. Semillas por carpelo: (0) algunas a numerosas; (1) una.

38. Forma de la semilla: (0) concavo-convexa; (1) plana.

39. Alas en la semilla: (0) ausentes; (1) una; (2) dos. Polimorfismo parcial en **Aristolochia** subser. *Hexandrae* (estados presentes: 0, 1).

40. Rafe: (0) filiforme; (1) arilada; (2) engrosada. Polimorfismos parciales en *Thottea* (estados presentes: 0, 2) y en *Aristolochia* subser. *Hexandrae* (estados presentes: 0, 1).

41. Semilla propiamente dicha: (0) navicular; (1) triangular; (2) cordiforme. Polimorfismo parcial en *Thottea* (estados presentes: 0, 1).

Apéndice II. Especies examinadas para cada uno de los taxones terminales nmonotípicos:

GRUPO INTERNO:

Aristolochia subsect. *Pentandrae*: *A. aconthophylla* Pfeifer, *A. bracteosa* Duchartre, *A. brevipes* Benth., *A. cardiantha* Pfeifer, *A. cordata* Eastwood, *A. coryi* Johnston, *A. duranguensis* Pfeifer, *A. erecta* L., *A. flexuosa* Duchartre, *A. foetida* H.B.K., *A. karwinskii* Duchartre, *A. micrantha* Duchartre, *A. monticola* Brandegee, *A. oaxacana* Eastwood, *A. palmeri* Watson, *A. pentandra* Jacq., *A. porphyrophylla* Duchartre, *A. pringlei* Rose, *A. sinaloae* Brandg., *A. variifolia* Duchartre, *A. secunda* Pfeifer, *A. mutabilis* Pfeifer, *A. versabilifolia* Pfeifer, *A. watsonii* Wooton & Standl. y *A. wrigthii* Seem.

Aristolochia ser. *Thyrsicae*: Lista de especies ya publicada (González, 1991); se agregan a este taxon las siguientes especies: *A. fragrantissima* Ruiz, *A. paramaribensis* Duchartre y *A. schunkeana* F. González.

Aristolochia subser. *Hexandrae*: Lista de especies ya publicada (González, 1991); se agrega a este taxon la especie *A. morae* F. González.

Aristolochia subser. *Anthocaulicae*: Lista de especies ya publicada (González, 1991); se agrega a este taxon las especie *A. lanceolato-lorata* S. Moore.

GRUPO EXTERNO:

Asarum: *A. arifolium* Michaux., *A. asperum* Maekawa, *A. caudatum* Lindley, *A. caulescens* Maximowicz, *A. hartwegii* S. Watson, *A. heterophyllum* Ashe, *A. lemmonii* Watson, *A. minor* Ashe, *A. sieboldii* Miquel, *A. variegatum* Br. & Bouche, y *A. virginicum* L.

Thottea: *T. corymbosa* (Griff.) Ding Hou, *T. dependens* (Planch.) Klotzsch, *T. grandiflora* Rottb., *T. hainanensis* (Merr. et Chun) Ding Hou, *T. reniloba* Ding Hou, *T. siliquosa* (Lam.) Ding Hou, *T. sumatrana* (Merr.) Ding Hou, y *T. tomentosa* (Bl.) Ding Hou.